昆 虫 学 報
第6卷 第2期 1956年6月

膜翅目昆虫的寄生現象及其演化的基本特點

B. B. 波波夫
（苏联科学院動物研究所）

（一）

作为基礎生物学学科之一的分類学，其發展的重要性和必要性是無須再加以証明的。据我看來，它的实际意义，我还可以說它对一个國家的意义，是無可爭辯的。沒有正確地了解一种動物或植物在种方面所屬地位，那就不可能闡明它的特徵，就不可能对該种有肯定或否定的評價，就不能防除它或在經济上予以利用。在一个進行着有計劃地大力開墾生荒地的地域，在一个農業正在突飛猛進、新植物的引种和新動物的馴化正在進行的地域，在一个以防除寄生虫和害虫为重要事务並以關心人民福利为國家和平事業基礎的地域，了解本國的動植物區系、了解國內所有的一切是特別重要，也是特別需要的。

作为生物学学科的分類学不僅負有实际鑑定某一動物或植物的标本和了解該動物或植物种的独有的特點的責任，而同样的，它的任务还在於了解該類有机体的演化途徑、熟悉这种演化的特點、了解这些特點对一般演化过程的意义。这种研究的方法——从局部到一般——是有其优缺點的。它的主要优點是能最完整地、最全面地、密切地來了解一个類羣，並是一种有系統的、演化的研究方法。这一結合成为構成学說体系的鞏固基礎並保証其有顯著的確实性。

如果研究任何一个類羣的分類学能導致研究工作者去研究这一類動物或植物的演化途徑和特點，那很自然的，和研究分類不可分割的研究某地區的動物區系就会引導研究者去查明这一動物區系的形成歷史、其演化以及演化的原因。因而，初步的分類学和動物區系的研究工作逐漸地就会引向对演化的主要問題的研究，並成为此种研究之基礎。

在从事膜翅目分類的研究和苏联膜翅目，特別是蜜蜂科分類的動物區系的研究过程中、在研究寄生性花蜂發生的問題和中亞細亞動物區系形成歷史的过程中，作者得出了一些对一般膜翅目演化的特點以及該目發生和形成寄生現象的特點的一定的看法

(Попов, 1945, 1948, 1953)。

作为在刘崇樂教授卓越領導下中苏科学院中苏考察团的成員之一，作者研究了雲南、四川的昆虫區系，因而有机会能親眼看到了我國过去第三紀的大自然的景象，看到了与古北區以前時期的動植物區系相近和相類似的動物區系。丰富的熱帶和亞熱帶漸新紀的波罗的海琥珀的動物區系乃是这一情况的最好的証明。特别是在 Mayr (1868), André (1895) 和 Wheeler (1914) 卓越地研究了蟻科區系和其它膜翅目昆虫區系以後 (Brues, 1933; Cockerell, 1909; Salt, 1931)，这就更为明顯了。

这次考察使得更为清楚地了解了(独立發展的)膜翅目寄生類羣在形成途徑方面的古老性和複雜性。

因此，很自然的，下面需要敍述的僅僅只是这种寄生現象形成的一个粗略的概括。

(二)

屬於膜翅目昆虫的有如下的多样性的類羣，如樹蜂總科 (Siricoïdea)，葉蜂總科 (Tenthredinoidea)，姬蜂科 (Ichneumonidae)，小繭蜂科 (Braconidae)，癭蜂總科 (Cynipoidea)，小蜂總科(Chalcidoidea)，泥蜂總科(Sphecoidea)，蛛蜂科(Pompilidae)，胡蜂總科(Vespoidea)，蟻總科(Formicoidea)，蜜蜂總科 (Apoidea) 以及其它許多种類羣。總共有 125 个科，其中 50 个科以上是有部分或全部寄生昆虫的科。对於該目的分類，特别是高級部屬的劃分，研究得非常不够並且很簡陋。毫無疑問，進一步的研究將会發現許多大的自然分支的存在(各种亞目、總科、科、亞科)，而这些分支是現時沒有分析清楚的。無疑的，所有这些將会改变我們現時对該目演化的概念。

膜翅目在完全变态的各高等昆虫目中佔着独特的地位。因此 研究該目的演化，对於了解一般昆虫的演化是有很大的意义。 然而，研究膜翅目並不僅只有單純理論上的價值。正像約在 30 年前傑出的澳大利亞昆虫学家 Tillyard 氏 (1927) 正確地指出的：再也沒有另外一个昆虫目在形态上、發育特點上、生态上、生活方式上比膜翅目昆虫更为多种多样化，以及在經济上更为重要的了。 只要把樹蜂、寄生性癭蜂，細蜂，小蜂，螞蟻和蜜蜂相互比較一下，只要回憶一下它們的發育特點、它們的生态、生活方式，那就一定会馬上同意这种說法。只要回憶一下寄生性和肉食性膜翅目昆虫及其調節許多害虫數量的作用，和它們在应用生物防除法時的作用，回憶一下蜜蜂和花蜂乃是一般農作物和虫媒受粉植物的經常授粉者，那就一定会馬上同意膜翅目昆虫是具有重要的經济意义。

膜翅目昆虫是古代熱帶原始森林和原始植食性昆虫。它們的演化过程是非常複雜

的，膜翅目既是原始植食性類羣的昆虫，它們的演化是与植物界的演化同時進行的。这是膜翅目昆虫演化的第一个基本特點。这一發展不僅是同時進行的，而且是相互联系着進行的。高等顯花虫媒受粉植物和蜜蜂与花蜂（它們的授粉者也是高級膜翅目）是这样緊密地把它們自己的命运联系在一起，以致它們自身的生存和進一步的演化幾乎完全是相依为命。

由此可推測到，膜翅目昆虫是作为昆虫各目举尾虫型複合体的早期分支之一而產生的。这种独立的狀态發生於石炭紀与二叠紀分界处的古生代。一經發生後，膜翅目就很快地演化，並逐漸適应於利用植物的最有营养的部分。

假如說，現有的膜翅目各低等類羣在目前还部分地發育在地衣類蕨類上（如 Blasticomidae, Selandriidae）或松柏類植物上（如 Diprionidae）或在松柏類內（如 Siricidae），在禾本植物莖幹內（如 Cephidae），在禾本植物和苔屬上（某些 Selandriidae），而高級膜翅目昆虫（如 Sphecoidea, Apoidea）發育为高等顯花植物的經常消費者和一部分的採粉者。其餘的葉蜂科各种類羣和許多癭蜂則主要是在楊柳目（Salicales）、山毛櫸目（Fagales）、蓼目（Polygonales）、薔薇目（Rosales）等植物上發育，而所有这些植物，許多植物学家都把它們看作是低等植物的。只有少數葉蜂科的昆虫为害高等植物的代表者——忍冬科（Caprifoliaceae）、石南目（Ericales）和菊科（Compositae）。

在低級膜翅目類羣中絕大多數是喜濕的森林的——植食性的、肉食性的和寄生性的，而在高級類羣中則有許多是喜光的，它們居住在乾旱的曠野上（草原和沙漠），在白天最熱時最为活動。

有關膜翅目的古生物学資料还是很不多的（波罗的海琥珀膜翅目昆虫必須除外）。但是目前已經知道在卡拉-泰沃（中亞細亞）的侏罗紀沉積物中有和現代膜翅目的最原始种類長節鋸蜂科 Xyelidae 很接近的特殊 Anaxyelidae 科的代表者。而後者是膜翅目現有各种類羣中最原始的一類。在这些沉積物中还曾發現了和現代的 Orussidae 科相当接近的 Paroryssidae 的代表者，Aulacidae 之代表者以及 Heloridae 科之代表者。已經知道，在巴伐利亞和英國的上侏罗紀中有 Pseudosiricidae 的 15 个以上的种，这些种是与現有的某些葉蜂和 Ephialtini 族的姬蜂相近。總之早在 1 億 1 千万餘年之前，就已有了与現代种類相近似的許多低級膜翅目類羣，同样地，它們在生物学上是与森林有關，並且幾乎所有这些類羣都具有很發達的產卵管。很有意思的是，在这些种中間还發現了寄生類型。例如，Aulacidae 和 Ephialtini，前一類是寄生在葉蜂身上，而第二類則与 Orussidae 相似，寄生於在樹皮下發育的鞘翅目幼虫身上。現存的 Heloridae 寄生在脈翅目昆虫身上，毫無疑問，同样也是森林生長區的居住者。

(三)

膜翅目的寄生現象是很古老的現象，在膜翅昆虫成为独立一目時就出現了。这是膜翅目昆虫進化的第二个基本特點。假如 Jeannel (1945) 的观點是正確的，卽撚翅目是膜翅目祖先的派生物，那顯然的，在某种程度上寄生現象同样也为膜翅目之祖先所固有。在这裏同样値得重要地指出的是，撚翅目是內寄生，其某些類羣的寄主就是膜翅目。

在目前已知道的將近 82,000 种膜翅目昆虫中，約有 39,000 种左右 (或 47%) 是寄生性的(Скориков, 1936)。必須指出，膜翅目一般説來研究得还是很不够的，許多地區寬廣的國家(如中國)的動物區系，熱帶和亞熱帶的動物區系幾乎还沒有進行过調查。因而，这裏所举的一些數字是相当大概的，但它們之間的比例，也可能反映出寄生性類型的实在的比重。

膜翅目之寄生現象在这裏应廣义地來理解，它不僅包括了体內寄生現象，同時也包括了寄食現象，奴役現象，寄棲現象，盜食現象。在低級膜翅目中，寄生的將近有 33,500 种。而在高級膜翅目中則只有 5,500 种。低級類羣包括着 Hymenoptera Parasitica-Ichneumonidae, Braconidae, Chalcidoidea, Proctotrupoidea 等類以及許多其它一些全是寄生性的類羣，只要回想到这一點，那寄生性种的优势就更为特別明顯了。

可以想像到，在膜翅目演化的过程中，佔着优势的寄生性類型是忍受过來了而許多非寄生的類型則死滅了。蜜蜂總科的分佈很廣的扁鬚花蜂科 (Anthophoridae) 就可以作为一个很好的例子。該科分为 22 个族，其中只有 7 个族不是寄生的。假如把这些族按系統發育的次序排列起來，那可以看出，这 7 个非寄生的類羣成为了头三个最原始的支別和四个發展最遲的族。因此，儘管築巢的扁鬚花蜂，照例是分佈很廣而且是很普遍的，但作为一科來講那它大部分还是寄生性的。

同样可以想像到，最初的或接近这一寄生類羣的寄主，成为寄生現象或隨着寄生現象發生的其它現象的犧牲品而难得保存下來，並且，它們保存下來的愈少則說明了这种寄生現象發生得更为古老。然而，根据某些非寄生性种的行为的特點，根据对現存的寄生性膜翅目昆虫之寄主的分析，根据寄生及其寄主之間在系統發育上密切關係的不同程度——所有这些都使得有可能去了解膜翅目寄生現象的演化的基本特點及其在整个目演化过程中之作用。

膜翅目高級類羣之一的蜜蜂總科(Apoidea)，其寄生性形成的基本特點在於：寄生性花蜂是起源於它們現存的或原始的寄主的祖先(或者起源於与这些祖先相近似的類

型)。这是膜翅目演化的第三个基本特點。關於寄生和寄主在系統發育中之密切關係的原理並不是新提出來的，而早在 80 餘年以前就被 Hermann Müller 等人首先提出了(Müller, 1871)。

蜂類的寄生現象乃是典型的場所性和食物性的寄生現象。大家知道，寄生性花蜂是並不建造窩巢的。所有複雜的和令人驚奇的營建的本能已弱化，並为其它本能所代替。寄生鑽入寄主的巢內。在这裏它有時候和寄主進行鬥爭並殺死寄主；有時候，該蜂在寄主巢內存儲的食物上產卵以前，往往首先把寄主的卵給消滅掉；有時候，它的幼虫会發育到一个特殊的階段，在那時幼虫消滅寄主的卵或由卵內孵出的小幼虫；有時候，寄生的卵的發育往往会追过寄主的新的一代的發育。寄生性熊蜂(*Psithyrus*)的雌虫在潛入熊蜂(*Bombus*)的巢穴後，往往殺死。該蜂的雌性，將卵產在寄主早就準备好的蜂房內，暗中將自己的後代替換寄主的後代，这後代就在寄主職蜂的喂育下長大。这样類似的現象在蟻科內，也可能在寄生性胡蜂內發現。

(四)

除了採集器(收集花粉的器官)和茸毛層退化外，寄生性花蜂还有一系列其它的特點：身体的幾丁質覆盖層加厚，脛節多刺(шиповатость голеней)，有時甲上的齒鈎發達，腹部呈圓錐形並且在其頂上有一些輔助的構造。伴隨着寄生現象，或更正確地說，是有了寄生現象就開始喪失構巢本能，有時隨同"級蜂"級的消失也喪失了"羣居"的本能。胚後期發育有時为酷似複变态的現象所複雜化。

Richards (1927)曾研究了寄生性熊蜂(*Psithyrus*)及其寄主熊蜂(*Bombus*)的比較形态上的特點。它們之間直接的親緣關係是無須再加以怀疑的，並且所有用來區別它們的特徵均可以看作为与寄生性生活習性之出現相联系的特徵。Richards 計算出这些形态上的特徵有 38 个。在寄生者雌雄兩性所共有的特徵中，应該提出的是：兩性均有向裏深凹並自下面削去的頰；方形的坚实附着在体上的头；粗大的觸角；寬寬分開的前胸突起；後股節的前面裸露部分一直延伸到股節基部；基突全部或局部地和第一腹板的表面癒合；第一腹板的後緣和第二腹板的中部在兩側突出；第一、二腹板的具有一些茸毛；上顎好像被斜面削去似的，端部幾乎呈尖針狀，無脊，但長有發達的斜溝等等其它一系列特徵。

在只有寄生性熊蜂(*Psithyrus*)的雌虫所特有的特徵中很有意思的有下列一些：顎肌極为發達，跗節的中間幾節呈刺狀的延長，後脛節拱起，外側覆有茸毛，內側端部沒有花粉櫛，後跗節各節的外側角之頂端突出極甚，或多或少向下折曲的腹部的末節極度硬

化，最後的一節背板和腹板拼湊得很合適，形成完全隱匿起來的一節，螫刺高度硬化，方形葉片的附肢和肛門癒合在一起，螫刺的板片呈橢圓形，產卵器有狹窄的伸延等等。雄虫則首先是以交配器之硬化較差而不同。

正像分析所表明的，以上大部分的特徵具有着適应的性質，是說明了寄生在寄主巢內行为的特點。应該指出的只是，寄生性的特徵是这样的明確是这样的相似，差不多按外貌就不难把寄生性的花蜂和築巢的花蜂區别開來。

（五）

目前（Попов, 1948）已經知道的蜂類有 700 多个屬和亞屬；其中 110 个屬是寄生性的；蜂類 20% 以上的种屬於寄生性的屬。

1883 年，J. Pérez 認为寄生性花蜂只有 4 个独立的演化系統；1935年，E. Grütte 就認为寄生性花蜂有 21 个独立的支别。从那時起，由於後來的研究人員的努力，这个數目就逐漸增長。例如，曾經把在系統發育上的直接關係方面認为是無可爭辯的典型的一对 *Stelis*（寄生）和 *Anthidium*（寄主）一对典型的分为四个独立支别，也就是屬的類羣；*Stelidomorpha-Dianthidium*, *Stelis-Paranthidium*, *Parevaspis-Pseudanthidium*, *Euaspis-Pachyanthidium*（据推測）。舊的作者曾把 *Anthidium* 屬分成了兩个独立族共有超过 70 个屬和亞屬，而把 *Stelis* 屬（对該屬的修訂工作还沒有結束）分成許多独立的屬和亞屬。

又如，曾在相当可靠的程度上証明了，*Coelioxys*（寄生）和 *Megachile*（寄主）这一对，虽然其在系統發育上的直接關係認为是無可爭辯的，但事实上，它分为下列兩对：*Coelioxys* 的祖先和 *Megachile* 的祖先；*Liothyrapis-Archimegachile*；*Radoszkowskiana-Megachile*（Попов, 1955）。*Melecta*（寄生）和 *Anthophora*（寄主）这一对曾分成了 *Crocisa-Amegilla*, *Melecta-Anthophora* 兩个独立的一对（Попов, 1955）。類似的例子还可以举好幾个。

熊蜂（*Bombus*）与寄生性熊蜂（*Psithyrus*）之間的直接親緣關係是無可怀疑的。但甚至还存在着这样一种極端的观點，認为每一种寄生性熊蜂是單独發生的而与其寄主的祖先是無關的（Richards, 1927）。这观點未被每一对的構造特徵所証实。

侭管 *Psithyrus*（熊蜂的寄生物和衍生物）成为独立的一屬是開始於第三紀時期，但屬於 *Bombus* 的蜂子可在熊蜂巢內進行兼性寄生的事实是大家都知道的。这种情況英國的研究者就看作为自身寄生現象，而苏联的作者們則着重强調这种現象的進化的一面。而把它看作是种內寄生現象。例如，有人記載 *Bombus terrestris* L. 在 *B. lucorum*

L. 的巢窩内有兼性寄生情况(Sladen, 1899)。这是熊蜂屬的兩个隣近的种。*B. lucorum* L. 在春天時比 *B. terrestris* L. 出現較早，它們在較小的窩巢内，並且有着比較温順的職蜂。Plath(1922, 1934)曾观察到有 5 种雌蜂侵入到本种的巢中的情况。Reinig(1935)曾在 3 种熊蜂的窩巢内除了發現到活的本种的雌蜂以外，还發現到了同种的死的雌蜂。有人曾經記載 *B. muscorum* L. 寄生在本种窩巢内的情形，和比較經常發生的 *B. equestris* F. 寄生在 *Agrobombus* 亞屬的其它各种的窩巢中的情形 (Мельниченко, Дмитриева, Филитонова, Черкина, 1949; Вовеиков, 1953)。Л. М. Купчикова 在科米共和國 (苏联歐洲部分的北部)進行了一些特別有趣的观察，在該共和國，在極端惡劣的生存条件下，*B. equestris* F. 的寄生性表現就特別明顯。应該想起的是 Sladen 对於 *B. terrestris* L. 之寄生性的观察同样也是在該种分佈區的北部進行的。

按 Вовеиков (1953) 的說法，則 *B. equestris* F. "特別不同的地方，是它具有佔据其它种的窩巢的特點"，不管 Вовеиков 是怎样來解釋这些事实，然而以 *B. equestris* F. 所作的例子，由於种种原因还是很有意思的。第一，因为，一些作者的观察是在不同的年代和种的分佈區的不同地點進行的。第二，因为該种的分佈區是很大的，它包括了从大西洋到东南西伯利亞整个古北極圈的西部，而且該种是屬於最普遍的和最繁盛的种之列。第三，因为，虽然轉变到兼性寄生現象的事实幾乎經常可以看到，其發生的地區分佈得很廣，因而是有長久的性質，但在雌蜂体構的特徵上並沒有这些寄生習性的反映。

从進化观點來看，这是意味着：致使非寄生性的屬出現寄生性類型的因素是在經常起作用的，蜜蜂科的同一个屬(該屬的各个不同的种)可以在各个不同的時期分化出寄生性的類型，这些寄生性的類型並又可以为新的寄生性的种和屬的產生提供開端。

就像所有其他生活習性一样，寄生現象也曾經屢次在許多种類動物中分別發生过。假如我們同意寄生性首先是一种生态現象的說法，那这就很自然的了。但是，假如說寄生現象多次地和独立地在最不同的動物類羣内，甚至一再在个别目的範圍内發生的話，那应在蜂類和在其帶螫刺的膜翅目的類羣中，这种寄生現象不僅屢屢在各别的科、亞科和族的範圍内發生，而且还在屬、种的類羣，甚至还可能在种的範圍内發生。

(六)

在高級膜翅目的其他類羣中，寄生類型的形成同样也是以類似的方式進行的。在胡蜂科 (Vespidae) 的 Vespinae 和 Polistinae 亞科的三个寄生性屬是 *Pseudovespa*, *Pseudovespula* 和 *Sulcopolistes* 都是它們寄主的派生物。在蟻科(Formicidae)中，已經知道的來自各个不同蟻科亞科的寄生性屬已超过 10 个，它們同样也都是自身寄主的衍

生物,在某些情況下,寄生甚至还与寄主同一个屬。例如,有5种与 *Myrmica* 屬螞蟻共棲的螞蟻,它們在遺傳上均和其寄主有關;其中有兩种類型还是屬於 *Myrmica* 屬的,而另外3种則是特殊寄生性屬的代表者,其中包括 *Symbiomyrma* 和 *Sufolinia*(Арнольди, 1933)。在蟻科中臨時的"社会性"寄生現象,"奴役現象"和寄棲現象的形成同样都是以類似的方式進行的。曾經指出,有这样關係的類型中有許多是近親或者直接親緣關係的例子(Wheeler, 1919)。最後,又經指出 Pompilidae 和 Sphecidae 科中寄生和寄主之間親緣關係的情况。还有人指出 *Anoplius*, *Epizyron*, *Pompilus* 等屬下各种的种內兼性盜食的情况。这些观察是十分重要的,因为它們首次涉及到一些独棲的類型。

各低級的帶螯刺的膜翅目類羣全是寄生性的,它們除了寄生在其它各目昆虫上(Bethylidae, Scoliidae, Tiphiidae, Thynnidae)以外,还包括了許多只寄生在膜翅目昆虫上的類羣。这样的類羣有 Cleptidae, Chrysididae, Sapygidae, Mutillidae, Myrmosidae, Apterogynidae, Methocidae。

寄生性類型在低級膜翅目類羣中(Hymenoptera, Parasitica, Proctotrupoidea, Chalcidoidea)有最廣泛、最多种多样的寄生性類型。根据对它們的寄主(在这方面了解还不充分)的分析,表明:除去很多种類是寄生在各种不同目的昆虫以外,还有一些類羣,它們部分地或者專門地寄生於膜翅目昆虫身上。这样的類羣有:Aulacidae, 某些 Ichneumonidae, Trigonalidae, 不多的 Braconidae, Pachylommatidae, Stephanidae, 某些 Cynipidae 和 Chalcididae, 分佈最廣的是那些寄生於其他各目昆虫的類羣。但是,寄生於膜翅目昆虫的寄生現象也不在例外,因为在許多類羣中都發現有这种現象。

同時,有關重寄生現象起源的問題也是很有趣的(卽有關寄生者寄生在寄生者上的問題)。重寄生者有:一些姬蜂(Ichneumonidae)寄生在另些姬蜂;姬蜂寄生在葉蜂, Cynipidae 和 Aulacidae; Trigonalidae 作为姬蜂的重寄生者:癭蜂科的 Charipinae 亞科寄生於蚜虫(Aphidae)的小蜂和小繭蜂寄生者;小蜂總科的某些 Perilampidae(寄生於鱗翅目昆虫的姬蜂,小繭蜂和双翅目的寄生者)和 Signiphoridae 全是小蜂的寄生者;一些蟻蜂寄生於金龜子幼虫身上的寄生者, Thynnidae。

这种重寄生現象本質上就是寄生於本目的代表者、寄生於相近的科或本科代表者身上的寄生現象。在大部分情况下,这种重寄生現象,对於寄生在其他目昆虫的寄主來說在系統發育上是初寄生性的。它可能証实並反映比同一膜翅目類羣的許多類型在其他目代表者上的"初"寄生現象还要早的寄生關係。可以設想,这一观點使得有可能比較容易了解某些膜翅目昆虫会形成重寄生現象这样複雜的生物現象的原因。

对一般寄生性膜翅目昆虫寄主的分析表明了,在生物学上与森林地帶相联系的類

羣是佔着絶对的优势：如有幼虫在樹皮或木材中發育的甲虫，植食性的双翅目、蜚蠊目、螳螂目、蚧總科的昆虫，有幼虫以乔灌木的針葉和樹葉为食的鱗翅目，窩居於乔灌木之樹枝或木材內的膜翅目，以乔灌木之針葉或樹葉为食的 Семееды 的植食性類型等等。所有这些都是居住在熱帶森林原來棲息地和原來生物羣落中的昆虫的後代，許多膜翅目昆虫的初寄生類羣就在这些熱帶森林內形成，並且在这些地方轉移到寄生於其他各目代表者。所有这些都是很好地与作为昆虫綱举尾虫型複合体之派生物、作为森林的、喜濕的、原始植食性的、全熱帶的昆虫類羣的膜翅目概念是相符合的。这也是很好地和作为最充滿生活力的地帶的熱帶森林的概念相符合的。

膜翅目的演化的基本特點是，它那多样性適应过程能利用迅速進化的植物的不同部分，特别是最有营养的部分。發展了在較乾燥、較開曠的环境下適应於生活的过程。一再轉移到以動物为食料的幼虫期。一再發生了社会性的現象。一再在不同時期發生了在許多种類中獲得大量和非常發展的寄生現象。这种寄生現象的一个特别重要的特點是能在本目的代表者身上寄生。並且無論是食性的轉移，無論是社会性的現象（特别是後者）都不能使这些類羣的祖先避免寄生類型之出現。寄生類型的出現不僅起源於該目的低級類羣（Orussidae-Siricoidea 祖先之派生物，Braconidae-Cephoidea 之祖先的派生物），而且还起源於該目形成的時候（假如同意 Jeannel 的有關 Strepsiptera 之發生的意見的話）。因此膜翅目之所以能在各高級昆虫目中佔有这样的独特地位，難道这不是早就發生的寄生現象以及原始寄主——祖先死亡的結果嗎？

这种寄生現象的最特别的特徵是表現在 Apoidea，Vespoidea，Pompilidae 和 Formicoidea 中（这一點並準確地为所有現有資料所証明）。由於为了爭夺空間，由於自身的窩巢的破坏，由於生理过程的擾乱由於本能的改变，这一切迫使昆虫去到相類窩巢中，因而这种寄生性在本种或者本屬之代表者身上曾經不同時地和独立地發生过（並正在繼續地發生）。可以推測到，在相似种類上形成寄生現象的類似方式曾是一切或是絶大多數的膜翅目寄生性類羣的特點。換句話說，寄生性膜翅目類羣最初的寄主曾經一直或者差不多一直都是膜翅目昆虫。然而，这种看法並沒有被一部分研究者所同意。（Теленга，1952；同样請閱 Попов 和 Стакелберг，1953）。

（七）

各种不同寄生類型之間的生物学上的本質差别是無可怀疑的。然而，在一系列的例子都表明了这样一點：膜翅目昆虫之寄食現象、奴役現象和寄棲現象的形成可以在同一些因素的影响下，由同一个途徑來進行。

但是,在寄生蜂 (Terebrantes) 与其現有的寄主之間並沒有足以確証其寄生性發生之途徑和原因的親緣關係,只是这一寄生現象和寄食現象、奴役現象和寄棲現象比較起來,是一个系統發育更早的,本質不同的現象。

無論,高級膜翅目之寄食昆虫和寄生性的 Terebrantes 之間在本質上有怎麽样的差别,这也只是同一本能演化系統中的各个階段 (Малышев, 1923; 1947)。所有研究工作者都一致確信,膜翅目昆虫的本能的演化是由植食性類型經过肉食性或寄食性而走向寄生性類型的,而所知道的寄生類型再次轉向植食性類型的情况只是例外。例如,根据 Теленга (1952)的研究,寄生蜂及其祖先曾經經歷了下列幾个階段:植食性,肉食性,寄生性,部分的重寄生性和第二次植食性(在最後的情况下,有時又会回復到寄生性)。

原始的寄生蜂的祖先是由類似莖蜂的、能形成虫瘿的蜂子中分离出來的 (Ross, 1937; Малышев, 1947)。按照 Малышев 的見解,成虫个体之改变本能並且是逐漸地進行的:一个昆虫一直都是像以前一样產卵於同一种植物上,在植物的同一部分並用同一的方式。有時(可能是常常)由於种种原因它不得不產卵在已經產有另一种卵的地方(類如 Isosoma 的情形)或產有同一种卵的地方。再次產下的卵不免会和先前產下的卵發生联系,並且該兩种幼虫也不免为食物而互相競爭。

不論是本种的卵或是近緣种的卵(卽寄生蜂的祖先)不論是本种的食物儲备或是本屬中生态上無差别的种(有刺膜翅目拟寄食者的祖先)的食物儲备,在膜翅目形成寄生現象(廣义)的途徑是一样的。因而,很可能寄生蜂(或其祖先)过去在系統發生上是与其寄主有關的。

就說是这个或那个膜翅目的寄生性類羣的演化是很複雜的,就說是这个類羣在演化过程和选擇它現有寄主的多样性已達到相当远的程度,可以假定,——我特别强調这僅僅是一个假定——一个寄生性類羣的形成,卽使不是永远怎样,在大多數場合是按照高級膜翅目昆虫的寄食現象形成類型進行的。

种內競爭,就是对空間和食物的競爭,並不是由实在缺乏築巢处所而產生的遷移所引起的,而首先是由(窩巢遭到破坏的)昆虫之內部生理狀态以及其本能之擾乱而引起的。这些种內關係在种內(或屬內)的寄生現象中得到了解决。

向寄生現象的轉移是在同一种比較不变的环境条件下,在同一个棲居地區(有時是在遷移地區),同一食物供应,有時同样也在生理上已經加过工的食物的条件下進行的。

寄生者狹窄的適应性是寄生現象形成的基礎,它逐漸地被对寄生於其他各目昆虫(和其他節肢動物)的寄生現象(作为一个演化類型)的廣泛的適应性所代替。就这样寄食者轉变为合乎狹义的典型的寄生者。在过去对它們的狹隘典型的定义时則变成了寄

生者。

可以提出这样的一个原理：除了其他一些（基本上是生态上的）形成寄生現象的途徑以外，过去和現在还存在着一种作为經过种内寄生，因而，經过种内矛盾的演化類型的寄生現象形成的途徑。

假如，甚至連这样一个低級膜翅目昆虫之寄生現象形成的途徑的推測都是不正確的話，对高級膜翅目所進行的一系列很好配合的和相互联系的观察，仍將無可爭辯地証明寄生現象形成的類似途徑的存在及其在昆虫最大一目的演化过程中的意义。

（林德音譯）

参 考 文 献

[1] Арнольди К. В.: 1933. Об одном новом роде муравьев в связи с происхождением родовых признаков муравьев паразитов. *Энтомол. Обозр.*, XXV, 1—2.

[2] Вовейков Г. С.: 1953. Естественная смена самок в семьях шмелей (Hymenoptera, Bombidae). *Энтомол. Обозр.*, XXXIII.

[3] Малышев С. И.: 1923. Происхождение материнских инстинктов пчел. Тр. 1-го Всеросс. С'езда Зоол., Анат. и Гистол. Л.

[4] Малышев С. И.: 1947. Пути и условия эволюции низших перепончатокрылых в связи с вопросом о происхождении наездников (Hymenoptera). *Докл. Акад. Наук СССР*, 58, 6.

[5] Мельниченко А. Н., Дмитриева В. Н., Филимонова Э. А. и Черниченко Т. Н.: 1949. О случаях факультативного паразитизма шмелиных маток. Уч. Зап. Горьковск. ун-та, 14.

[6] Попов В. В.: 1945. Паразитизм пчелиных, его особенности и эволюция. *Журн. Общ. биол.*, VI, 3.

[7] Попов В. В.: 1948. Внутривидовой и внутриродовой паразитизм и эволюция перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera). *Докл. Акад. Наук СССР*, LX, 4.

[8] Попов В. В.: 1953. Перепончатокрылые—Hymenoptera. *Животный Мир СССР*, IV.

[9] Попов В. В.: 1955a. О паразитическом роде Radoszkowskiana (Hymenoptera, Megachilidae) и его происхождении. *Зоол. Журн.* XXXIV, 3.

[10] Попов В. В.: 1955б. Родовые группировки палеарктических мелектин (Hymenoptera, Anthophoridae). *Тр. Зоолог. Инст. Акад. Наук СССР*, XXI.

[11] Попов В. В. и Штакельберг А. А.: 1953. Рец.: Н. А. Теленга. Происхождение и эволюция паразитизма у насекомых-наездников и формирование их фауны в СССР. 1952. *Энтомол. Обозр.*, XXXIII.

[12] Скориков А. С.: 1936. Перепончатокрылые—Hymenoptera. *Животный Мир СССР*, I.

[13] Теленга Н. А.: 1952. Происхождение и эволюция паразитизма у насекомых-наездников и формирование их фауны в СССР. Изд. Акад. Наук УССР, Киев.

[14] André E.: 1895. Notice sur les fourmis fossiles de l'ambre de la Baltique et description de deux espèces nouvelles. *Bull. Soc. Zool. France*, 20.

[15] Brues C. T.: 1933. The parasitic Hymenoptera of Baltic Amber. *Bernsteinforsch.*, III.

[16] Cockerell T. D.: 1909. Descriptions of hymenoptera from Baltic Amber. Schr. Phys.-ökonom. Gesellsch. zu Königsberg, 50.

[17] Grütte E.: 1935. Zur Abstammung der Kuckucksbienen (Hymenoptera, Apidae). *Arch. f.*

Naturg., *N. F.*, 4, 4.

[18] Mayr G.: 1868. Die Ameisen des baltischen Bernsteins. Beitr. z. Natur. Preuss. Phys.-ökonom. Gesellsch. zu Königsberg, 1.

[19] Müller H.: 1871. Anwendung der Darwinischen Lehre auf Bienen. Verh. Natur. Ver. Preuss. Rheinl. u. Westf., 6.

[20] Pérez J.: 1883. Contribution à la faune des apiaires de France, 2-e partie. *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, 37.

[21] Plath O.: 1922. Notes on Psithyrus, with records of two new hosts. *Biol. Bull.* Marine Biol. Laborat. Wood Hall. 43.

[22] Plath O.: 1934. Humblebees and their ways. MacMillan, New York.

[23] Reinig W. F.: 1935. On the variation of Bombus lapidarius and its cuckoo, Psithyrus rupestris Fabr., with notes on mimetic similiraty. *Journ. Genetics*, 30.

[24] Richards O. W.: 1927. The specific characters of the British humblebees (Hymenoptera). *Trans. Ent. Soc. London.*

[25] Ross H. E.: 1937. A generic classification of the nearctic sawflies (Hymenoptera, Symphyta). *Illinois biol. Monogr.*, 15, 2.

[26] Sladen F. W. L.: 1899. Bombi in captivity and habits of Psithyrus. *Ent. Mo. Mag.*, XXXV.

[27] Salt G.: 1931. Three bees from Baltic Amber. *Bernsteinforsch.*, 2.

[28] Tillyard R. J.: 1927. The ancestry of the order Hymenoptera. *Trans. Ent. Soc.* London.

[29] Wheeler W. M.: 1919. The parasitic Aculeata, a study of evolution. *Proceed. Amer. Philos. Soc.*, 58.

ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПАРАЗИТИЗМА И ЕГО ЭВОЛЮЦИИ У ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ

В. В. Попов

Перепончатокрылые-древняя тропическая, первично лесная и первично растительноядная группа насекомых. Эволюция ее была очень сложной. Как первично растительноядная группа они эволюционировали параллельно эволюции растительного мира. Это первая основная черта эволюции перепончатокрылых. Это развитие было не только параллельным, но и взаимосвязанным. Высшие цветковые энтомофильные растения и пчелиные, их опылители, высшая группа перепончатокрылых тесно связали свои судьбы и их дальнейшее существование и эволюция почти полностью зависят друг от друга.

Паразитизм перепончатокрылых–явление очень древнее, восходящее к периоду обособления отряда. Это вторая характерная черта эволюции перепончатокрылах. Приблизительно 47% всех перепончатокрылых составляют паразитические (в широком смысле) формы. Паразитическое группы и виды преобладают среди низших перепончатокрылых, среди высших их значительно меньше. Можно думать, что в процессе эволюции отряда в нем выживали преимущественно паразитические форма и гибли многие непаразитические.

Можно думать также, что редко сохранялись первичные хозяева паразитических групп, ставшие жертвами паразитизма и сопутствующих ему явлений, причем тем реже, чем древнее этот паразитизм. Однако, особенности поведеная некоторых непаразитических видов, анализ современных хозяев паразитических перепончатокрылых, различные степени филогенетической близости паразита и его хозяина позволяют понять основные черты эволюции паразитизма у перепончатокрылых и его роль в эволюции отряда в целом.

Основная особенность становления паразитизма у пчелиных (*Apoidea*), -типичного паразитизма места и пищи,-заключается в том, что паразитическое пчелиные происходят от предков (или от форм близких к предкам) их современных или первоначальных хозяев. Это же известно и для некоторых других групп жалоносных перепончатокрылых. Это третья основная черта эволюции перепончатокрылых.

В настоящее время известно свыше 700 родов и подродов пчелиных; 110 из них паразитические; свыше 20% видов принадлежат а паразитическим родам. В 1935г. E. Grütte насчитывал 21 независимую ветвь паразитических пчелиных. С тех пор количество их сильно возросло.

Несмотря на то, что обособление рода *Psithyrus* (деривата и паразита шмелей) восходит к третичному времени, известны случаи факультативного паразитизма шмелей рода *Bombus* в гнездах шмелей же. Обычно это случаи паразитирования в гнездах своего же или близкого вида. Особенно характерен и интересен в этом отношении *Bombus equestris* F. наблюдения над паразитизмом этого вида принадлежат нескольким авторам, производились в разные годы и в разных точках огромного ареала этого процветающего и обычного вида. Переход к факультативному паразитизму наблюдается почти постоянно, распространен ка значительной территории и имеет, следовательно, длительный характер. Причины, называющие появление паразитических форм у непаразитических видов действуют постоянно; один и тот же род пчелиных, -разные его виды,-могут выделять из себя в разное время паразитические формы, могущие в известных условиях дать начало новым паразитическим видам (и родам). Паразитизм, как явление экологическое, неоднократно и независимо возникал во многих группах животных. Среди пчелиных и остальных групп высших перепончатокрылых он неоднократно возникал в пределах не только отдельных семейств, подсемейств, триб, но родов, групп видов и, возможно, даже видов.

Низшие группы жалоносных перепончатокрылых чисто паразитическое, многие из них паразитируют только на перепончатокрылых, среди низших перепончатокрылых много паразитических групп. Анализ

показывает, что многие из них частично или полностью паразитирую на перепончатокрылых-же. С этой точки зрения интересен и вопрос о происхождении сверхпаразитизма. По существу, это паразитизм на представителях своего же отряда, близкого или своего семейства. Во многих случаях этот сверхпаразитизм вероятно филогенетически первичек по отношению паразитизма хозяев сверхпаразитов на представителях других отрядов. Все это заставляет предполагать, что возникновение, паразитизма по типу паразитизма высших групп,-паразитизма на себе подобном,-характерно если не для всех, то для большинства групп перепончатокрылых.

Несомнения качественные отличия между различными формами паразитизма. Однако, они возникают под влиянием одних и тех же причин. С этой точки зрения очень интересна теория происхождения паразитизма у наездников, предложенная С. И. Малышевым.

Можно выставать положение о том, что на ряду с другими (экологическими в основе) путями становления паразитизма существовал и существует путь становления паразитизма как формы эволюции через внутривидовой паразитизм и, следовательно, через внутривидовые противоречия. Для высших перепончатокрылых это положение бесспорно, для низших-требует доказательств.